

船生演習林の落葉広葉樹林における
ツツジ科低木樹種 6 種の開葉および開花フェノロジーLeafing and flowering phenology of six shrubby
Ericaceous species in deciduous broad-leaved forests
in Utsunomiya University Forest in Funyu中山ちさ¹, 逢沢峰昭², 大久保達弘²¹Chisa NAKAYAMA¹, Mineaki AIZAWA², Tatsuhiro OHKUBO²¹宇都宮大学大学院農学研究科森林科学専攻 〒 321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350
Department of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Utsunomiya University,
350 Mine-machi, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505, Japan²宇都宮大学農学部森林科学科 〒 321-8505 宇都宮市峰町 350
Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University,
350 Mine-machi, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505, Japan

はじめに

宇都宮大学農学部附属船生演習林（以下、船生演習林）の植生は、アカマツ・ヤマツツジ群集、スギ人工林、ハンノキ・マアザミ群集の 3 つの群集から成り立っている¹³⁾。その中でもアカマツ・ヤマツツジ群集は船生演習林内に広くみられ、低木層にはヤマツツジ (*Rhododendron kaempferi*)、バイカツツジ (*R. semibarbatum*)、アブラツツジ (*Enkianthus subsessilis*)、トウゴクミツバツツジ (*R. wadanum*)、シロヤシオ (*R. quinquefolium*) およびアカヤシオ (*R. pentaphyllum* var. *nikoense*) といった 6 種のツツジ科低木樹種が共存している。このようなツツジ科低木樹種の共存の仕組みは興味深く、例えば、香港の馬鞍山に自生する 6 種類のツツジ属樹種の繁殖特性を比較した研究⁸⁾や、アカマツ林の林床に生育するツツジ科低木 4 種の空間獲得戦略について、シュートデザインを比較した研究¹⁰⁾などがある。このようにツツジ科低木樹種の生態的特性や繁殖特性を調べ、相互に比較することによって、種多様性が維持される仕組みを理解する上での手がかりとなるばかりか、種の保全のための管理戦略を考える上で必要な知見が得られると考えられる⁸⁾。本研究では、船生演習林にみられる 6 種のツツジ科低木樹種の生態的・繁殖特性の基礎的知見を得るため、開葉、開花フェノロジーを調査した。併せて、これらのフェノロジーの変化に対応した低木層の光環境の変化を調べた。

調査地および方法

1. 調査地

本研究は、栃木県塩谷郡塩谷町に位置する船生演習林の 4 林班れ小班 (S1)、4 林班ぬ小班 (P2) および 6 林班を小班 (S2) に設置したプロットで行った (図-1)。S1 と S2 の両プロットは落葉広葉樹林であり、それぞれ、標高 360m、斜面方位 N34° E、傾斜 32°、

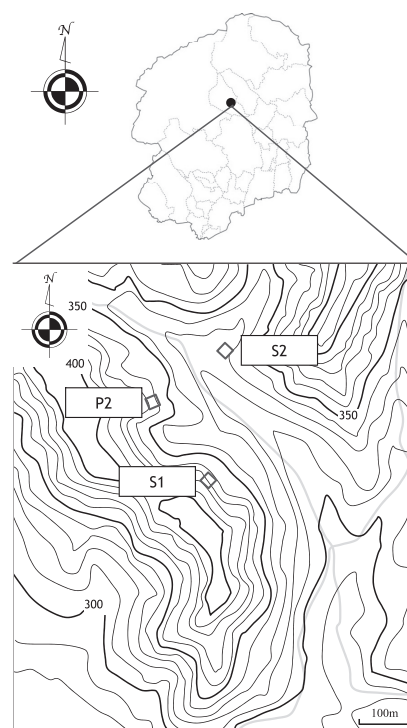


図-1 調査プロットの位置図

および標高 320m、斜面方位 N64° W、傾斜 13° である。P2 プロットはアカマツと落葉広葉樹の混交林で標高 355 m、斜面方位 N56° E、傾斜 34° である。どのプロットも高木層ではフモトミズナラ (*Quercus serrata* subsp. *mongolicoides*) とコナラ (*Q. serrata* subsp. *serrata*) がみられ、亜高木層ではアオハダ (*Ilex macropoda*)、リョウブ (*Clethra barbinervis*)、ウリカエデ (*Acer crataegifolium*)、マンサク (*Hamamelis japonica*) がみられる。低木層では、調査対象のツツジ科低木樹種のほか、コアジサイ (*Hydrangea hirta*)、ヤマウルシ (*Rhus trichocarpa*)、タカノツメ (*Evodiopanax innovans*)、サルトリイバラ (*Smilax china*) などが生育している⁷⁾。なお、S1 および S2 プロットの属する小班は、2012 年時点で林齢 52 年と 46 年の広葉樹とアカマツの混交林である¹⁴⁾ ことから、少なくとも過去 40 年間伐採などの大きな攪乱はないものと考えられる。

2. 開葉と開花フェノロジー調査

ヤマツツジ、バイカツツジ、アブラツツジ、トウゴクミツバツツジ、シロヤシオおよびアカヤシオの 6 種を対象として、2011 年の 3 月下旬から 8 月初旬にかけて開葉および開花フェノロジーを調べた。調査は、3 月 31 日、4 月 6 日、13 日、23 日、29 日、5 月 7 日、12 日、24 日、7 月 9 日および 8 月 4 日に行い、開葉調査は 5 月 12 日までの 7 回、開花調査は 8 月 4 日までの 10 回行った。開葉調査は、各プロットとその周辺において、ヤマツツジ 31 個体 (ジェネット)、バイカツツジ 50 個体、アブラツツジ 34 個体、トウゴクミツバツツジ 21 個体、シロヤシオ 3 個体およびアカヤシオ 11 個体 (表-1) を選び、その個体のうち自然高の最も高い幹にタグをつけ、約 1 週間間隔でこれらの対象幹を目視し、開葉段階を判定・記録した。開花調査は、各プロットとその周辺において開花が観察されたヤマツツジ 8 個体、バイカツツジ 36 個体、アブラツツジ 12 個体、トウゴクミツバツツジ 12 個体、シロヤシオ 2 個体およびアカヤシオ 1 個体 (表-1) について、開葉調査同様にタグをつけ、約 1 週間間隔でこれらの対象幹を目視し、開花段階を判定・記録した。

開葉段階は、冬芽が開き、葉が広がる段階を木村ら²⁾ および望月ら⁶⁾ を参考に、シュートレベルと枝レベルを同時に判定できるように、0 から 3 の 5 段階の基準を設けて判定した (表-2)。この際、ヤマツツジは半常緑で越冬葉を有していることから、この状態を別途区分した (開葉段階 0.5)。各開葉段階の間隔は、生

方¹²⁾ にならい、ほぼ等間隔になるように設定し、間隔尺度とみなした。そして、各個体の開葉度に対して、

表-1 各プロットにおける開花・開花フェノロジー調査個体数

種	開葉調査				計	開花調査				計
	S1	P2	S2			S1	P2	S2		
ヤマツツジ	15	2	14	31		7	0	1	8	
バイカツツジ	10	21	19	50		3	19	14	36	
アブラツツジ	13	18	3	34		4	6	2	12	
トウゴクミツバツツジ	8	8	5	21		7	2	3	12	
シロヤシオ	1	1	1	3		1	0	1	2	
アカヤシオ	0	11	0	11		0	1	0	1	

表-2 ツツジ科低木樹種の開葉段階

開葉段階
0 冬芽が開芽していない
0.5 越冬芽
1 冬芽から開芽が始まったものが樹冠の 25%以上
2 葉の形がはっきりするほど葉が展開したものが樹冠の 75%以上
3 完全に開葉したものが樹冠の 75%以上

木村ら (1994) および望月ら (2013) を改変

それぞれ 0、0.5、1、2、および 3 の数値を割り当てて調査日ごとの各種の平均開葉度を算出した。

開花段階は花芽が開き、花冠が落下して開花が終了するまでの段階を、4 段階の判定基準を設けて判定した (表-3)。この際、各個体の開花段階は当該個体内の各調査枝のうち最も優占する開花段階を目視により判定し、その個体の代表とした。なお、複数の開花段階が同じ割合で優占した場合は、各調査枝のうち最も進んだ開花段階をその個体の代表値とした。各開花段階の間隔は、開葉段階同様に、間隔尺度とみなし、各個体の開葉度に対して、それぞれ 0、1、2、および 3 の数値を割り当てて調査日ごとの各種の平均開花度を算出した。

表-3 ツツジ科低木樹種の開花段階

開花段階
0 花芽が開芽していない
1 未開花だが、花弁が見える状態
2 完全に開花
3 花がしおれた、もしくは落下したもの

3. 開空度調査

ツツジ科 6 樹種が生育する低木層における光環境を把握するため、各プロットに 10 × 20m 方形区を斜面に沿って設置した。各プロット内の 5 × 5m メッシュ

の中央において、魚眼レンズ（Fisheye Converter FC-E8、Nikon）を装着したデジタルカメラ（Coolpix995、Nikon）による全天写真撮影を行った。各メッシュにおいて、ツツジ科低木樹種の葉群の直上となるように、2m、2.5m または 3.0m のいずれかの高さに適宜調整して撮影した。そして、CanopOn2 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>, 2009/02/27) を用いて開空度を求めた。調査実施日は 2011 年 3 月 31 日 (S1 プロットのみ)、4 月 13 日、4 月 29 日および 7 月 9 日の 4 回である。

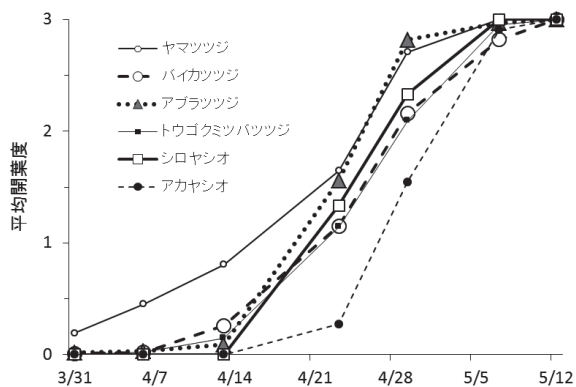


図-2 2011 年のツツジ科低木 6 樹種の開葉フェノロジー

結果と考察

1. 開葉フェノロジーと開空度

ツツジ科 6 樹種の平均開葉度を図-2 に示した。開葉パターンにプロットによる大きな違いはなかったことから、種ごとに全プロットを 1 つにまとめて示した。種ごとの開葉度を比較すると、どの種も 4 月中には冬芽の開葉が始まり、5 月 12 日までは開葉が完了していた。半常緑性であるヤマツツジは 3 月 31 日時点で越冬葉をもち、4 月以降に冬芽の開葉が始まっていた。落葉性であるバйкаツツジおよびアブラツツジも 4 月初旬に冬芽の開葉が始まっていた。続いて、トウゴクミツバツツジは 4 月 6 日ごろから開葉を始め、シロヤシオおよびアカヤシオは最も遅い 4 月 23 日ごろから開葉を始めていた。その後、葉の展開は、ヤマツツジとシロヤシオでは 5 月 7 日に、それ以外のバйкаツツジ、アブラツツジ、トウゴクミツバツツジおよびアカヤシオでは 5 月 12 日に完了していた。

ツツジ科低木樹種の葉群の直上における開空度は、上木の開葉がみられない 3 月 31 日には 45.0% であった。その後、4 月 13 日において 37.8%、4 月 29 日において 34.1%、7 月 9 日において 10.6% と低下した（図-3）。

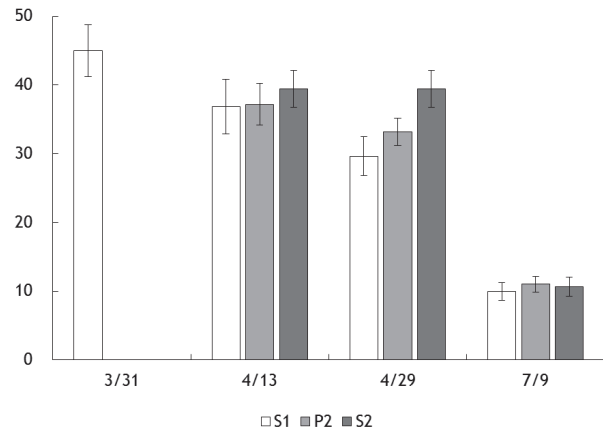


図-3 2011 年の各プロットにおける平均開空度（平均値±標準偏差）

望月ら⁶⁾は、2010～2012 年の 3 年間、船生演習林においてフモトミズナラおよびコナラの開葉フェノロジー調査を行った。その結果、フモトミズナラは 4 月上旬から 5 月初旬、コナラも 4 月中旬から 5 月中旬にかけて開葉していたことを報告している。したがって、4 月下旬以降の開空度の大きな低下は、ナラ類を主とした上層木の展葉のためであり、ツツジ科低木樹種は林冠木の葉が展開する前に葉の展開を早く完了すると考えられた。下層木では春先に上層の樹木が展葉して光量が低下する前に葉を展開する植物の存在が知られている^{1,3)}が、本調査のツツジ科低木樹種においても既存の研究と同様の結果が示された。

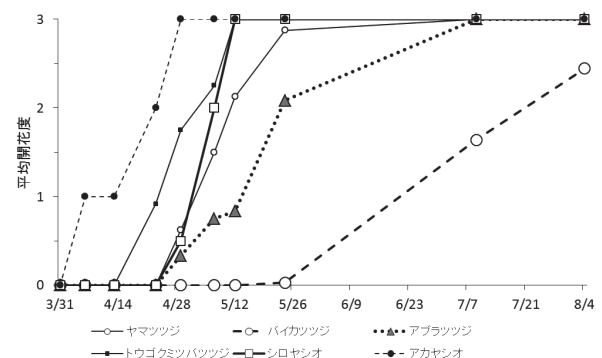


図-4 2011 年のツツジ科低木 6 樹種の開花フェノロジー

2. 開花フェノロジー

ツツジ科 6 樹種の平均開花度を図-4 に示した。開花フェノロジー同様に、開花パターンにプロットによる大きな違いはなかったことから、種ごとに全プロットを 1 つにまとめて示した。アカヤシオはどのツツジ科低木樹種も開葉していない 4 月初旬に花卉が伸長する様子（開花段階 1）をみせており、花期の終了も 4

月の下旬と最も早かった。この4月下旬にはヤマツツジ、アブラツツジ、トウゴクミツバツツジおよびシロヤシオの開花が始まっていた（開花段階1）。そして、トウゴクミツバツツジとシロヤシオは5月12日、ヤマツツジとアブラツツジは5月下旬にはほぼ全調査対象幹において花期の終了がみられた。これらの樹種は開花段階2（完全に開花）に至ってから1週間ほどで花がしおれた、もしくは落下する様子（開花段階3）がみられた。バイカツツジの花期は最も遅く、7月初旬に始まり、8月初旬に花期が終了した。開花段階2（完全に開花）に至り虫媒が行われる時期は、ヤマツツジでは5月中旬～下旬であり、トウゴクミツバツツジ、シロヤシオおよびアブラツツジの同時期と重複していた。一方、バイカツツジは調査対象種の中では最も遅く7月初旬から8月初旬に開花段階2に至り、どの種とも開花期の重複はみられなかった。

ヤマツツジのように開花時期が重複し、かつこれらの樹種に共通のポリネーターが存在する場合、ツツジ科低木樹種全体の開花密度が高いヤマツツジの開花期は、ポリネーターの訪花活動が近距離に制限されるため、例えば、ゴマノハグサ科の植物で明らかにされているように¹¹⁾、花粉流動の制限が起きている可能性がある。一方、バイカツツジでは相対的に開花密度が低くなるため、ポリネーターの移動距離はヤマツツジの開花期における移動距離と比較して、より遠くにおよぶことが予想される。マルハナバチ類（Bumblebee）はツツジ属に共通したポリネーターであるとされ^{4,5,8)}、バイカツツジの主なポリネーターと報告されている⁹⁾。本調査において、ヤマツツジおよびバイカツツジへのマルハナバチ類の訪花が観察され（図-5）、両種のポリネーターであることがわかった。したがって、このようなツツジ科低木樹種間の開花時期の重複

あるいは孤立は、花粉を介した遺伝子流動の制限をもたらし、ひいては各樹種の空間遺伝構造の形成などに影響を及ぼしている可能性も考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたり、宇都宮大学農学部附属船生演習林の教職員の方々に調査の際にお世話になりました。この場をお借りして御礼申し上げます。

引用文献

- 1) 加藤正吾・山本美香・小宮山章：落葉樹林の上層と下層での葉フェノロジー—1997年の荘川村六匳における解析—, 森林立地, 41, p39-44 (1999)
- 2) 木村徳志・木佐貫博光・倉橋昭夫・佐々木忠兵衛：ミズナラのフェノロジー—東京大学北海道演習林における35年間の経年変動—, 第105回日林論, p455-458 (1994)
- 3) 小谷二郎・高田兼太：冷温帯のスギ人工林の下層での広葉樹のフェノロジー, 森林立地, 42, p9-15 (2000)
- 4) Kudo, G.: Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *Amer. J. Bot.*, 80, p1300-1304 (1993)
- 5) Mejías, J.A., Arroyo, J., & Ojeda, F.: Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Bot. J. Linn. Soc.*, 140, p297-311 (2002)
- 6) 望月寛子・逢沢峰昭・中山ちさ・飯塚和也・大久保達弘：北関東高原山系におけるフモトミズナラの種特性とミズナラおよびコナラの種特性との比較, 植物地理・分類研究, 61, p31-43 (2013)
- 7) 中山ちさ：船生演習林4林班および6林班の広葉樹とアカマツ混交林低木層に出現するツツジ科6種の分布パターンの比較, 宇都宮大学農学部森林科学科平成22年度卒業論文 (2011)
- 8) Ng, S.-C. & Corlett, R.T.: Comparative reproductive biology of the six species of *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. *Can. J. Bot.*, 78, p221-229 (2000)
- 9) Ono, A., Dohzono, I. & Sugawara, T.: Bumblebee pollination and reproductive biology of *Rhododendron semibarbatum* (Ericaceae). *J. Plant. Res.*, 121, p319-327 (2008)



図-5 バイカツツジに訪花したマルハナバチ類
(2010/7/27 中山ちさ撮影)

- 10) 城田徹央・岡野哲郎：アカマツ林床に生育するツツジ科低木 4 種のシュートデザイン，信州大学農学部 AFC 報告，8，p1-8 (2010)
- 11) Torres, E., Iriondo, J.M., Escudero, A. & Perez, C.: Analysis of within-population spatial genetic structure in *Antirrhinum microphyllum* (Scrophulariaceae). Amer. J. Bot., 90, p1688–1695 (2003)
- 12) 生方正俊：北海道におけるミズナラの遺伝子資源保存および天然林施業に関する生態遺伝学的研究，林木育種センター研究報告，19, p25–120 (2003)
- 13) 薄井宏：人工造林地の植物社会学的研究，宇大演報，4，p25–58 (1966)
- 14) 宇都宮大学農学部森林科学科・附属演習林：宇都宮大学農学部附属船生経営区第 7 次編成経営計画説明書 (2009)